Vers une sixième grande crise d'extinctions ?

Anne Teyssèdre



1. Introduction. Déforestation à grande échelle, déversement massif de pesticides dans les sols et les cours d'eau, d'hydrocarbures dans les mers, surpêche, émission de gaz à effet de serre… comment ces agressions de l'environnement par notre espèce, forte aujourd'hui de six milliards d'individus, ne pourraient-elles avoir d'impact négatif sur la biodiversité terrestre et marine ?

Quelle est l'ampleur de cet impact ? Faut-il craindre, comme le soutiennent de nombreux écologues, l'extinction massive de plus de 50 % des espèces animales et végétales de la planète ? Il s'agirait alors, après les grandes extinctions marquant la fin de l'Ordovicien (-438 Ma), du Dévonien (-367 Ma), du Permien (-248 Ma), du Trias (-208 Ma) et du Crétacé (-65 Ma), de la 6e extinction massive de cette ampleur depuis le début de l'ère primaire (cf. Sepkoski, 1986). Crise d'extinctions causée cette fois non pas par un bouleversement géologique (volcanisme intensif, collision avec une grande météorite…), comme dans les cas précédents, mais par l'activité destructrice d'une seule espèce, qui plus est dotée de raison : la nôtre. Lourde responsabilité pour *Homo sapiens* !

Les archives paléontologiques attestent l'action destructrice de l'Homme sur les autres espèces dès le Paléolithique. Proies de choix, prédateurs potentiels ou compétiteurs redoutés, de nombreuses espèces de grands vertébrés terrestres – membres de la « mégafaune » – ont selon toute vraisemblance été décimées par notre espèce chasseuse sur les continents et les îles depuis 50 000 ans. Ainsi il y a 46 000 ans, soit moins de 10 000 ans après la colonisation de l'Australie par notre espèce, vingt-trois des vingt-quatre genres de grands mammifères (marsupiaux), oiseaux et reptiles propres à ce continent, pesant plus de 45 kg, avaient entièrement disparu ! Le climat régional étant plutôt stable et favorable à l'époque, il ne peut être la cause première de ces extinctions. Il semble en revanche que les colons humains, par leur pratique – trop – efficace de la chasse et des feux de brousse, sont les responsables de cette hécatombe (Roberts *et al.*, 2001). Plus tard, à la fin de la dernière glaciation (il y a environ 12000 ans), le réchauffement climatique rapide et la chasse ont probablement été coresponsables de la disparition du mammouth, du rhinocéros laineux, du lion des cavernes et d'autres grands mammifères d'Europe et d'Amérique du Nord (Stuart, 2004).

Plus impressionnant encore, peut-être : la colonisation progressive de centaines d'îles polynésiennes par les humains et leurs animaux domestiques – chiens, cochons, poules… –, depuis 30 000 ans, s'est accompagnée de la disparition de plus de la moitié des espèces et sous-espèces d'oiseaux terrestres ou arboricoles endémiques à ces îles, soit peut-être 2000 espèces ! (Steadman, 1995). Libres de prédateurs sur leurs îles depuis des centaines de générations, les grands oiseaux terrestres et limicoles avaient pour nombre d'entre eux perdu leurs ailes ou leur capacité de vol : la plupart ont été incapables de fuir et/ou de défendre leurs couvées face aux hommes et à leurs mammifè-

res domestiques (cf. aussi Teyssèdre, 2003). Beaucoup de petites espèces arboricoles ont quant à elles été privées d'habitat par la déforestation. Incapables de se disperser, fragilisées en outre par leurs faibles effectifs, les espèces et sous-espèces d'oiseaux endémiques de ces îles se sont éteintes par centaines.

Depuis la fin des années 1970, des écologues tentent d'estimer l'ampleur de la crise actuelle de la biodiversité au moyen de diverses méthodes…

2. **Estimation des taux actuels d'extinction.** Pour mesurer l'érosion actuelle de la biodiversité, des biologistes ont estimé les taux actuels d'extinction et les ont comparés aux taux attendus en l'absence de crise. Le taux d'extinction est la fraction des espèces d'un groupe systématique donné (taxon) qui disparaissent pendant l'intervalle de temps considéré.

Que ce soit en temps de crise ou dans des conditions écologiques « normales », la durée de vie des espèces est limitée : toute espèce qui apparaît est vouée à disparaître. À chaque instant, l'espérance de vie d'une espèce dépend avant tout de son effectif. D'après les archives paléontologiques, David Raup estime entre un et dix millions d'années (Ma) la durée de vie moyenne des espèces animales, selon les groupes zoologiques.

Pour de grands effectifs, le taux d'extinction attendu dans des conditions de stabilité du nombre d'espèces est égal au quotient de ce nombre par leur durée de vie moyenne. Ainsi, pour une durée de vie moyenne de 5 Ma par espèce, le taux « normal » d'extinctions attendues par siècle est de 1/50 000, soit 0,002 %. Ainsi, avec une biodiversité animale estimée aujourd'hui entre 10 et 20 millions d'espèces, on peut attendre, si la biodiversité est stable, entre 200 et 400 extinctions par siècle.

Bien entendu, les taux d'extinction ne peuvent se mesurer que sur des espèces précédemment décrites. Or seule une fraction mineure des espèces totales – peut-être 10 % – l'ont été, pour la plupart au cours du XXe siècle. C'est ainsi qu'un million d'espèces d'insectes seulement sont connues sur 8 à 15 millions au total, 70 000 espèces de champignons sur peut-être deux millions, et 80 000 espèces d'algues et de protistes sur près d'un million. Seuls deux groupes systématiques relativement peu nombreux, et très étudiés, ont été largement inventoriés : les systématiciens ont ainsi décrit environ 95 % des vertébrés (soit 50 000 espèces) et 85 % des plantes vasculaires (soit 270 000 espèces) actuels (cf. Harrison & Pearce, 2000).

Pour estimer les taux d'extinctions selon les taxons, des biologistes ont calculé les fractions des espèces éteintes depuis 400 ans parmi les ensembles d'espèces décrites (Smith *et al.*, 1993a). Mais ces fractions sont d'amples sous-estimations des taux actuels d'extinction parce que la plupart des espèces décrites ne l'ont été que tardivement, au XIXe et au XXe siècle. Seuls les vertébrés et les plantes étaient déjà bien inventoriés au

XVIIIe siècle. Dans ces conditions, les taux d'extinction estimés pour la période 1600-2000 sous-évaluent largement les nombres d'espèces éteintes au cours des trois premiers siècles de cette période.

Pour éviter cet écueil, les estimations des taux actuels d'extinction doivent porter sur une période récente, et sur des groupes bien inventoriés. Dans le tableau ci-dessous, nous présentons les fractions des espèces éteintes au XXe siècle parmi les espèces décrites. Ces valeurs sont de bonnes estimations des taux d'extinction au XXe siècle pour les plantes et les vertébrés. Ce sont en revanche des sous-estimations de ces taux pour les autres groupes systématiques, inventoriés plus tardivement, et particulièrement pour les insectes, décrits en majorité après 1950.

Tableau 1. Taux d'extinctions estimés pour le XXe siècle
(d'après Smith *et al.*, 1993a et b, et Harrison & Pearce, 2000).

	Nombre d'espèces décrites	Nombre d'extinctions au XXe siècle		Taux d'extinction au XXe siècle	Rapport nb extincts	Espèces menacées	
		attendu	observé	%	observé/attendu	nb	%
Plantes	270 000	5,4	270	0,1	50	30 000	11
Vertébrés	50 000	1	260	0,6	260	2 300	4,6
Mammifères	4 500	0,09	50	1,1	560	1 100	24
Oiseaux	9 500	0,19	40	0,4	200	1 110	11
Reptiles	6 300	0,13	8	0,3	60	253	3
Amphib.	4 200	0,08	5	0,12	60	124	3
Poissons	24 000	0,5	150	0,7	300	734	3
Mollusques	70 000	1,4	(140)	(0,2)	(100)	920	1
Insectes	950 000	19	(50)	(0,005)	(2,6)	(537)	(0,05)
Crustacés	40 000	0,8	(8)	(0,02)	(10)	407	1

Comme on le voit, les valeurs fiables obtenues pour les plantes et les vertébrées sont très élevées : entre 50 et 560 fois supérieures aux taux d'extinction attendus pour une biodiversité stable. Les valeurs calculées pour les autres groupes, qui sont comme expliqué plus haut des sous-estimations – cas des insectes, en particulier –, sont elles aussi toutes supérieures aux taux « normaux » attendus. Sans aucun doute, la biodiversité mondiale est en déclin.

3. **Estimation de l'érosion actuelle de la biodiversité.** Quel que soit leur degré de fiabilité, les taux d'extinction sont une mesure différée de l'érosion de la biodiversité : ils renseignent sur le déclin passé des espèces, et non pas sur leur déclin actuel, ni bien sûr sur les causes de celui-ci. Or les espèces ne s'éteignent pas instantanément en réponse au bouleversement de leurs conditions de vie, mais après une période de déclin qui s'étend sur plusieurs décennies ou plusieurs siècles, voire plusieurs millénaires. Le surcroît d'extinctions observé au XX[e] siècle ne témoigne donc que très marginalement de l'érosion actuelle de la biodiversité.

Pour cerner de plus près cette érosion, des biologistes ont calculé dans les années 1990, à partir des listes rouges de l'UICN, les taux d'espèces aujourd'hui menacées dans les différents taxons. Les résultats – qui ne tiennent pas compte du réchauffement climatique en cours – sont présentés dans le tableau 1. Ces taux sont supérieurs ou égaux à 1 % dans la quasi-totalité des taxons étudiés, à l'exception des insectes. Le faible taux d'espèces menacées estimé pour ce groupe (0,05 %) est d'ailleurs contesté par de nombreux écologues. Les groupes les plus menacés sont les mammifères (24 % des espèces), les oiseaux (11 %) et les plantes (11 %). Voilà qui suggère fortement une extinction de masse en cours, au moins dans ces trois derniers groupes systématiques !

Les espèces menacées d'extinction aujourd'hui sont des populations de faibles effectifs qui s'approchent dangereusement du terme de leur déclin. Selon les termes crus de David Tilman (1994), elles forment une partie non négligeable de la « dette d'extinction* ». Mais ce ne sont pas pour autant les seules espèces en déclin, loin de là. De nombreuses études longitudinales, réalisées depuis plusieurs décennies, rapportent la diminution progressive de l'étendue spatiale, du nombre de populations ou de l'effectif total de nombreuses espèces ou groupes d'espèces animales et végétales communes.

Au début du XXI[e] siècle, plusieurs écologues ont pris conscience que les mesures et analyses de l'érosion de la biodiversité doivent se focaliser sur les variations d'abondance d'espèces ou de groupes d'espèces nombreux – groupes systématiques, peuplements et communautés écologiques – pour plusieurs raisons (cf. Balmford *et al.,* 2003). D'une part, parce que la variabilité génétique des populations (mesurée par les taux d'hétérozygotie ou le nombre d'allèles) augmente linéairement avec leurs effectifs (cf. Maynard Smith, 1989). D'autre part, parce que l'ampleur des services écologiques fournis par les espèces, tels que le stockage du carbone ou la dispersion des graines, augmente également avec leurs effectifs (cf. Daily, 1997). En bref, les espèces rares et les populations isolées ont une faible diversité génétique, une courte durée de vie et ne contribuent pas significativement aux services écologiques rendus par les écosystèmes. [Ainsi, la diversité génétique et l'impact écologique des mille à deux mille espèces d'oiseaux insulaires endémiques disparues du fait de la colonisation progressive des îles polynésiennes par les humains (cf. Steadman, *op. cit.*) étaient comparables à celles

d'une dizaine de populations ou espèces continentales apparentées, totalisant le même nombre d'individus.]

En outre, les variations d'abondance d'espèces ou groupes d'espèces nombreux sont des réponses rapides et fiables aux pressions de l'environnement, qui se prêtent aux analyses spatio-temporelles en temps réel du déclin de la biodiversité. Contrairement aux taux d'extinction, elles ne souffrent ni d'imprécision ni d'inertie, et contrairement aux variations d'espèces rares, leur stochasticité (composante due au hasard) est négligeable. Or l'identification des causes actuelles d'érosion de la biodiversité est indispensable si l'on veut les supprimer, c'est-à-dire modifier efficacement les pressions environnementales sur la biodiversité pour enrayer son déclin.

Ces études n'en sont qu'à leurs débuts, mais les premiers résultats sont très alarmants. À l'échelle mondiale, J. Jenkins *et al.* (2002) estiment à 15 %, 35 % et 51 % les nombres de populations de vertébrés respectivement forestiers, marins et d'eau douce disparues depuis 30 ans ! Parmi les vertébrés, les amphibiens sont en déclin rapide au niveau mondial : selon J. E. Houlahan *et al.* (2000), 80 % de leurs populations ont disparu depuis 1950. Bien entendu, puisque la viabilité des populations augmente avec leur effectif, la plupart des populations aujourd'hui disparues comptaient peu d'individus il y a 30 ou 50 ans. C'est pourquoi les taux de populations disparues n'estiment pas ceux des individus perdus : pour calculer ces derniers, il faut en outre connaître les courbes de distribution d'abondance des populations.

Les variations d'effectifs ou d'occupation spatiale reflètent de plus près celles de la biodiversité. Là encore, les premiers résultats sont inquiétants. Ainsi l'Angleterre et la France ont perdu entre 10 et 15 % de leur avifaune au cours des quinze dernières années (Donald *et al.* 2001 ; Julliard *et al.* 2004). Moins étudiés, les insectes soufrent également du changement global actuel : selon J.A. Thomas *et al.* (2004), l'aire de répartition en Angleterre des papillons indigènes (58 espèces) a diminué en moyenne de 13 % depuis 20 ans.

La réduction de certains habitats est également très préoccupante. Ainsi, la superficie des forêts tropicales a diminué de 7 % depuis 10 ans, et celle des mangroves de 35 % depuis 20 ans (revue par Jenkins *et al.* 2003). On peut considérer que les effectifs de toutes les espèces non exploitées inféodées à ces habitats (c'est-à-dire introuvables ailleurs), et dotées de bonnes capacités de dispersion, ont diminué dans la même proportion. Les espèces exploitées ou peu capables de se disperser dans un habitat fragmenté ont quant à elles souffert d'une plus ample érosion, variable d'une espèce à l'autre.

Les résultats ne sont pas tous négatifs, heureusement. Par exemple, la superficie des forêts tempérées et boréales s'est accrue de 1 % depuis 10 ans. Ou encore, selon l'étude citée plus haut de J. A. Thomas *et al.* (2004), l'aire de répartition en Angleterre des plantes indigènes, comptant 1 254 espèces, a augmenté en moyenne de 7 % depuis 40 ans.

Pour estimer le déclin actuel de la biodiversité, mais aussi en analyser les causes et vérifier l'impact des mesures de conservation entreprises au niveau régional ou mondial, les écologues utilisent depuis peu des « indicateurs de biodiversité », échantillons d'espèces communes dont les variations reflètent celles de la biodiversité [Encart (2)].

4. Quelle érosion depuis le Néolithique ? Clairement, le déclin actuel de la biodiversité mondiale résulte de l'expansion démographique de notre espèce aux fortes exigences énergétiques et spatiales. Comptant sans doute quelques millions d'individus au début du Néolithique, il y a 10 000 ans, la population mondiale s'élevait à 300 millions il y a 2000 ans, un milliard vers 1800, deux milliards vers 1920, trois milliards en 1960 et six milliards en 1999 ! (Harrison & Pearce, 2000). Autorisée par les progrès de l'agriculture et des technologies, l'expansion démographique spectaculaire des humains s'est accompagnée de la réduction et/ou de la dégradation progressive d'habitats variés : forêts, prairies, zones humides, cours d'eau, littoral…

Depuis le Néolithique, les humains ont largement transformé les écosystèmes terrestres et marins pour s'y nourrir et éventuellement y habiter, tout en y déversant des quantités croissantes de déchets. Sur terre, ils ont principalement converti environ la moitié des forêts et des prairies du globe en terres cultivées et en pâturages, deux habitats beaucoup moins accueillants pour la biodiversité. En toute logique, cette conversion doit s'être soldée par une réduction nette de la biodiversité en nombre de populations, d'espèces et d'individus. Peut-on évaluer cette réduction ?

Dans une étude bibliographique récente, K. J. Gaston *et al.* (2003) ont tenté d'estimer la réduction de l'effectif total de l'avifaune terrestre liée à l'expansion de l'agriculture depuis le Néolithique. À partir de travaux antérieurs sur la conversion des habitats, ils ont calculé la surface actuelle de seize principaux habitats terrestres et estimé celle de ces mêmes habitats au Néolithique. Puis, connaissant les densités moyennes actuelles d'oiseaux dans les seize habitats considérés, ils ont estimé l'effectif total de l'avifaune actuelle à 87 milliards d'individus, et celui de l'avifaune préagricole à 112 milliards, ce qui correspond à une réduction globale de 20 à 25 % des effectifs d'oiseaux depuis le Néolithique.

Bien qu'élevée dans l'absolu, cette valeur de 20 % estimée à l'échelle mondiale pour une période de 10 000 ans met en relief la rapidité actuelle de l'érosion de l'avifaune dans les zones agricoles liée à la dégradation des habitats : - 25 % depuis 15 ans en France, selon le CRBPO ! [Encart (2)].Cette dégradation récente, due à l'intensification de l'agriculture (Tilman *et al.* 2001), prolonge et amplifie les effets de la conversion des habitats « naturels » en terres agricoles.

[Notons qu'en nombre d'individus, l'impact de l'expansion de l'agriculture sur l'avifaune outrepasse considérablement, d'un facteur 10^4, celui de la colonisation des

îles par les hommes depuis le Paléolithique. Comme vu plus haut, cette colonisation s'est soldée par une hécatombe en nombre d'espèces (voir Steadman, 1995), mais pas en nombre d'individus : toutes les espèces insulaires qui se sont éteintes en Polynésie et ailleurs étaient en effet des espèces endémiques rares, aux effectifs très faibles – quelques centaines à quelques milliers d'individus chacune – et à l'espérance de vie courte (quelques milliers d'années). L'expansion mondiale de l'agriculture, en revanche, a touché principalement et touche encore des espèces communes, dont les effectifs mondiaux se comptent non pas en centaines mais en millions d'individus, et dont l'espérance de vie avant l'agriculture se chiffrait en millions d'années.]

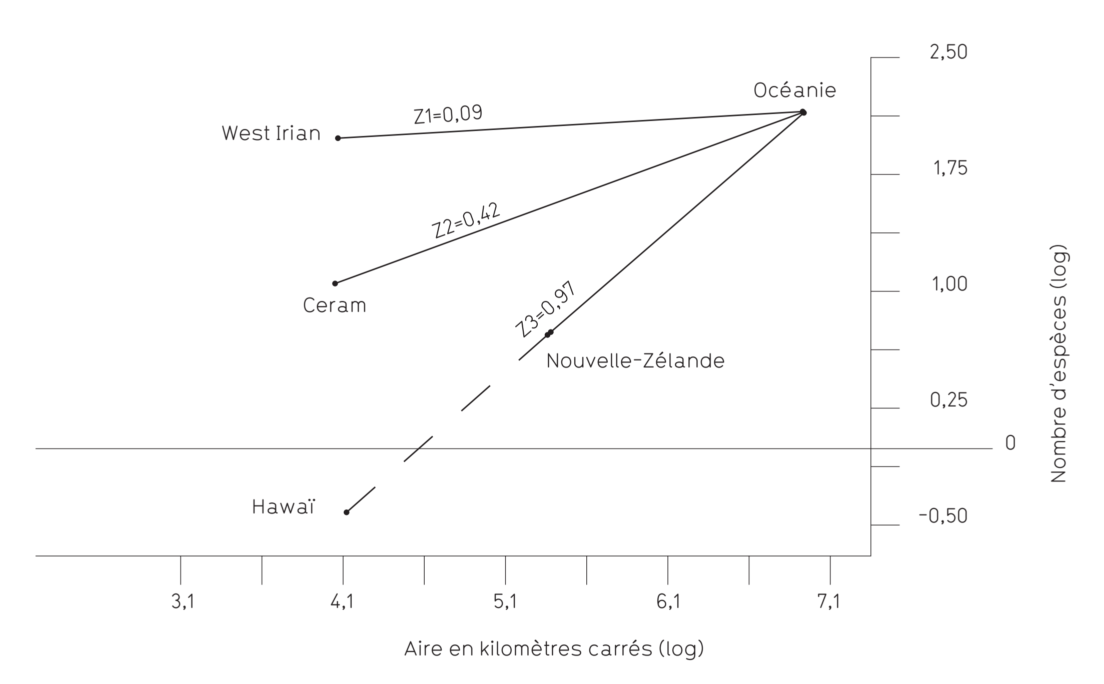
L'impact du changement d'usage des terres sur la biodiversité, depuis le Néolithique, pourrait être évalué en nombre d'espèces (voir plus loin), et étudié dans d'autres groupes systématiques. Concernant les écosystèmes marins et les rivières, le problème est un peu différent : il ne s'agit en général pas de conversion fonctionnelle, mais « seulement » de dégradation et de surexploitation. À l'échelle planétaire, cette perturbation est récente. Négligeable jusqu'à l'ère industrielle, la pollution des rivières, estuaires et mers a été forte au XXe siècle, tandis que de nombreuses espèces pêchées sont surexploitées depuis quelques décennies. Comme cités plus haut, Jenkins *et al.* (2002) estiment à respectivement 35 % et 51 % les taux de populations de vertébrés marins et d'eau douce disparues depuis 30 ans. Des taux très élevés, à traduire en nombres d'individus et taux d'effectifs perdus.

5. Quel est l'impact de la disparition des habitats sur la biodiversité ? Le grand problème actuel en conservation est la réduction et/ou la dégradation massive des habitats par notre propre espèce en expansion (Wilson, 1988 ; Tilman *et al.*, 2001 ; Rosenzweig, 2003). En théorie, cette destruction se solde par une diminution de la biodiversité, tout d'abord en nombre d'individus (par population), puis de populations, puis d'espèces. À terme, le nombre d'espèces présentes dans chaque habitat dépendra bien sûr de la capacité de charge de cet habitat, mais selon quelle relation ?

À la fin du XXe siècle, assimilant les espaces protégés (ou réserves) à des îles perdues dans un océan d'habitats humains inhospitaliers, les écologues supposaient que le nombre d'espèces protégées à terme par ces réserves diminuait lentement avec leur surface, selon une relation aire-espèces hyperbolique de faible exposant ($z < 0,5$) caractéristique des îles (cf. Mac Arthur & Wilson, 1967). De même, ils supposaient que le nombre d'espèces présentes dans n'importe quel habitat réduit ou fragmenté diminue lentement avec la surface totale de cet habitat, selon une semblable courbe hyperbolique. Mais la grande majorité des espèces présentes sur les îles sont issues du continent voisin, qui joue le rôle de réservoir de biodiversité. Rien de tel pour les espaces protégés ou pour les habitats fragmentés : privés de réservoir extérieur – si les terres

alentour sont inhospitalières -, leur biodiversité est exclusivement d'origine interne. Dans ce cas, comme l'a montré Michael Rosenzweig en 2001, le nombre total d'espèces que ces espaces peuvent héberger à terme varie linéairement avec leur surface totale (exposant $z \approx 1$), tout comme varie la biodiversité des continents Fig. 1. Ainsi, la mise en place d'un réseau d'espaces protégés couvrant 10 % des terres du globe, conformément à la décision prise par l'Union mondiale pour la conservation à Caracas en 1993, ne peut sécuriser au mieux, à terme, que 10 % des espèces actuelles !

Figure 1. Les trois relations aire-espèces, illustrées par le nombre d'espèces de fourmis présentes dans les différentes régions indiquées (d'après Rosenzweig, 2003). Droite 1 (West Irian) : relation régionale (la biodiversité régionale, qui résulte de l'équilibre entre immigration, spéciation et extinctions, comporte des espèces sources et puits, la plupart issues des régions alentours. Exposant z≈0.1). Droite 2 (Ceram) : relation insulaire (la biodiversité insulaire, résultant du même équilibre, comporte également une vaste majorité d'espèces immigrées, mais peu ou pas d'espèces-puits. L'exposant z varie avec l'éloignement du continent : 0.2 < z < 0.8). Droite 3 (Nouvelle-Zélande) : relation « continentale » (Privée de réservoir extérieur, la biodiversité continentale est endogène : elle évolue avec le quotient du taux de spéciation sur celui d'extinctions. Exposant z≈1).



Mais ce n'est pas tout. La loi linéaire de type « continental » qui relie le nombre d'espèces endémiques présentes à terme dans un habitat à sa surface totale assume que cet habitat est stable en qualité, et uniformément peuplé. Elle ignore les effets négatifs de la dégradation et de la fragmentation des habitats qui accompagnent leur réduction actuelle. Or clairement, la capacité de charge des habitats varie inversement avec ces deux facteurs. Ainsi, selon Donald *et al.* (2001, cf. aussi Julliard *et al.*, 2004), la réduction de l'avifaune en zone agricole excède actuellement 1 % des effectifs par an en Europe occidentale, sans modification de surface des terres agricoles !

Les oiseaux (ailés) étant des espèces mobiles par excellence, leur déclin actuel rapide en région agricole témoigne probablement surtout de la dégradation des habitats : la nourriture et les abris se font rares pour de nombreuses espèces dans nos campagnes ! Mais la fragmentation peut jouer un rôle important dans la dynamique d'autres organismes. Selon G. Daily *et al.* (2003), les populations de nombreuses espèces de mammifères désertent les parcelles de forêts isolées dans les régions cultivées du Costa Rica. En outre, comme évoqué plus haut, la fragmentation des habitats réduit les possibilités d'adaptation des espèces aux changements climatiques en cours, en entravant le déplacement des populations locales vers des sites plus favorables. Une étude prospective récente de C. Thomas *et al.* (2004) montre combien les effets combinés de la fragmentation des habitats et du changement climatique global peuvent être catastrophiques [voir ci-dessous].

Bref, en réduisant l'abondance des populations et peuplements régionaux, la dégradation et la fragmentation des habitats ajoutent leurs effets à ceux de leur réduction en surface. Or on le sait, les taux d'extinction des espèces varient inversement avec leurs effectifs. Pour tenir compte des effets multiples de la destruction des habitats, on peut en première analyse élargir les lois aire-espèces (de type régional, insulaire ou continental) à des relations capacité totale-espèces, dans lesquelles la capacité totale d'un habitat intègre tout à la fois sa surface et sa capacité moyenne de charge pour le groupe d'espèces considéré. Quoi qu'il en soit, si rien n'est fait pour éviter la dégradation et la fragmentation des habitats, le nombre d'espèces endémiques qu'ils hébergeront à terme sera nettement inférieur à celui prédit par la loi aire-espèces linéaire de Rosenzweig !

Pour freiner la crise d'extinctions actuelle, il est depuis peu évident que l'écologie de la conservation doit élargir son champ d'action aux terres habitées par les humains, et œuvrer à l'aménagement des territoires [Encart {16}, Chap. VII].

6. Bilan de notre impact sur la biodiversité : quelles projections à moyen terme ? Quel que soit le bilan actuel de notre impact sur la biodiversité, l'érosion des espèces se poursuit. Elle s'accélère même beaucoup depuis quelques décennies, en

région agricole et ailleurs. Peut-on dès aujourd'hui évaluer l'impact total de notre espèce sur la biodiversité à moyen terme, selon les taxons, en proportion d'individus ou d'espèces perdus ?

L'impact du réchauffement climatique actuel sur la biodiversité a récemment fait l'objet d'une vaste étude prospective. Selon C. Thomas *et al.* (2004), un réchauffement global de 0,8 °C à 2,2 °C en 2050 devrait se solder à terme par l'extinction de 15 % à 37 % des espèces de papillons, vertébrés et plantes terrestres peuplant les diverses grandes régions considérées. L'ampleur de l'effet estimé varie largement avec l'intensité du réchauffement, bien sûr, mais aussi avec les possibilités de migration des espèces, puisque ces deux facteurs agissent en synergie : l'incapacité à migrer vers des sites distants multiplie environ par deux les taux d'extinction prévus. Seules les espèces très mobiles ou disposant de « couloirs de migration » pourront coloniser des habitats distants au climat plus favorable.

Bien qu'alarmantes, ces prévisions ne tiennent pas compte de la réduction et de la dégradation en cours des habitats due à l'expansion des sociétés humaines, et notamment de l'agriculture. Comment évaluer l'impact global de notre espèce sur la biodiversité terrestre, résultant de notre expansion géographique totale, depuis le Néolithique jusqu'à 2100 ?

Selon les projections de l'AAAS (Harrison & Pearce, 2000), les humains devraient atteindre environ 9 milliards d'individus en 2050, pour se stabiliser aux alentours de 10 milliards en 2100. Selon Tilman *et al.* (2001), cette expansion pourrait s'accompagner d'une augmentation de 20 % des terres agricoles en 2050, soit environ 10^7 km^2, principalement en région tropicale et au détriment des forêts.

Reprenant la méthode et les données de Gaston *et al.* (2003), si l'on admet que sept millions de kilomètres carrés de forêts tropicales et trois millions de kilomètres carrés de brousse, hébergeant aujourd'hui respectivement 2000 et 1 000 oiseaux en moyenne par kilomètre carré, seront convertis vers 2050 en dix millions de kilomètres carrés de terres agricoles hébergeant seulement 350 oiseaux en moyenne par kilomètre carré, cette conversion devrait se solder par la perte d'environ 13,5 milliards d'oiseaux, soit 16 % de l'avifaune actuelle.

Mais ce nombre est vraisemblablement une large sous-estimation de la réduction totale de l'avifaune à prévoir pour 2050, parce qu'il ne tient pas compte :

— de la dégradation et de la fragmentation actuelles et à venir des habitats, notamment en région agricole,

— du réchauffement climatique en cours, qui perturbe (souvent dégrade ou réduit) les habitats, et accentue les effets de la fragmentation.

Les oiseaux, on le sait, sont pour la plupart très mobiles et donc peu sensibles à la fragmentation de leur habitat. Mais ils sont en revanche vulnérables à sa dégrada-

tion et au réchauffement climatique (voir Donald *et al.* 2001, Julliard *et al.* 2004, C. Thomas *et al.* 2004). En assumant un impact global faible à modéré de ces trois facteurs, inférieur ou tout au plus égal à celui de la conversion « propre » des habitats (*i.e. : minimisant leur dégradation*), ce n'est pas à une baisse de 16 % mais plutôt de 20 à 30 % de l'abondance de l'avifaune mondiale que l'on doit s'attendre d'ici à 2050. Si l'on ajoute cette réduction future à celle de 20 à 25 % estimée par Gaston *et al.* (*op. cit.*) depuis le Néolithique, on obtient une diminution globale de 35 à 50 % des effectifs mondiaux d'oiseaux causée par l'expansion de l'agriculture depuis ses débuts jusqu'à son apogée, vers 2050.

Comment traduire cette réduction d'effectifs en taux d'extinction, attendus à terme ? Le calcul est possible si l'on assume que la réduction globale estimée de l'avifaune, du Néolithique à 2050, mesure la diminution de la capacité de charge de l'ensemble des habitats terrestres pour les oiseaux, liée à l'expansion de notre espèce. Dans ce cas, si l'on assimile cette diminution de la capacité de charge des habitats, due à leur réduction et à leur dégradation, à une « simple » réduction en surface de même ampleur (soit 35 à 50 %), on peut appliquer la loi aire-espèces continentale de Rosenzweig pour déterminer le nombre d'espèces hébergées à terme dans ces habitats. Résultat : l'expansion de l'humanité du Néolithique jusqu'en 2050 pourrait se traduire, à terme, par la perte de 35 à 50 % des espèces d'oiseaux depuis le début de cette période – auxquelles il faut ajouter quelque 5 à 10 % d'espèces rares peu mobiles et sans défense, endémiques des îles, victimes de la colonisation. Un impact considérable, d'autant plus qu'une bonne fraction de ces espèces, communes avant l'agriculture, avaient au début du Néolithique une espérance de vie de plusieurs millions d'années !

Selon cette estimation, 20 à 25 % des espèces d'oiseaux auront disparu du fait de l'expansion passée de l'agriculture, du Néolithique à 2000, et 20 à 30 % du fait de son expansion future, de 2000 à 2050. La première fraction se compose des espèces déjà disparues et de la « dette » actuelle d'extinction, qui comprend notamment les 11 % d'espèces rares désignées comme menacées aujourd'hui [Tableau 1]. En admettant que ces 11 % forment l'essentiel de la dette d'extinction, on peut estimer la fraction d'espèces d'oiseaux d'ores et déjà disparues depuis 10 000 ans à environ 10 % (auxquelles on peut ajouter 5 à 10 % d'espèces insulaires rares), et donc la fraction d'espèces à disparaître d'ici quelques siècles entre 25 et 40 %. Il est évident que l'érosion des espèces s'accélère depuis quelques siècles avec la conversion et la dégradation croissante des habitats !

Il semble difficile d'extrapoler ces résultats à d'autres groupes systématiques, plus ou moins sensibles à la conversion, à la dégradation et à la fragmentation des habitats. Des analyses comparables pourraient être entreprises pour d'autres taxons. Quoi qu'il en soit, les données actuelles concernant les effets combinés sur la biodiversité de la réduction, dégradation, fragmentation des habitats et du réchauffement cli-

matique sont plus qu'alarmantes. Pour éviter une crise d'extinction catastrophique, voire une 6[e] grande crise d'extinctions, il est urgent de changer de stratégie de conservation !

En conclusion, le futur de la biodiversité est entre nos mains. Il dépend principalement :

— de l'aménagement des terres et mers « anthropisées », qui doit permettre à bien d'autres espèces que l'Homme d'y prospérer et de se déplacer le long des gradients climatiques ;

— de la réduction des émissions de gaz à effet de serre, gaz carbonique principalement.

En mer, il faut en outre réduire l'effort de pêche et utiliser des techniques de pêche sélectives Chap. III. Partout enfin, il faut réduire les flux d'espèces exotiques potentiellement nuisibles.

En bref, il s'agit aujourd'hui pour les hommes d'exploiter les écosystèmes terrestres et marins de façon durable, tout en freinant le réchauffement climatique. De « réconcilier » les habitats sur l'ensemble du globe, selon le terme de Michael Rosenzweig (2001, 2003). Un pari difficile, qui implique un changement total des politiques habituelles d'aménagement des territoires et de conservation, mais que nous devons absolument gagner pour éviter une crise d'extinctions catastrophique.

Je remercie Denis Couvet pour sa précieuse collaboration à ce chapitre : pour sa lecture critique, ses suggestions judicieuses et ses conseils avisés.

Les quatre grandes menaces sur la biodiversité

{1} Classiquement, depuis les années 1980, les écologues reconnaissent trois grandes causes actuelles de perturbation des écosystèmes et d'érosion de la biodiversité – toutes trois principalement d'origine humaine (ou « anthropique ») :

— la réduction et/ou la dégradation des habitats,

— la prédation en excès d'espèces, exploitées ou non,

— les invasions d'espèces exotiques.

Plus récemment, au début du XXIe siècle, un quatrième facteur de déstabilisation des écosystèmes actuels a été mis en évidence : le réchauffement climatique global de la planète, dû à l'émission massive par les hommes de gaz à effet de serre (CO_2 principalement, issu de la combustion d'hydrocarbures fossiles) (cf. Luterbacher *et al.*, 2004).

Les extinctions en chaîne d'espèces, lourde menace pesant sur la biodiversité locale et régionale, sont une manifestation de la désorganisation des écosystèmes résultant de l'une ou l'autre de ces quatre causes primaires.

Malheureusement pour la biodiversité, les quatre grandes causes de perturbation des écosystèmes agissent en synergie :

— la réduction et la dégradation de leurs habitats favorisent la surexploitation des espèces prélevées, en réduisant leurs effectifs et leurs défenses ;

— la dégradation des écosystèmes réduit leur résistance aux invasions d'espèces exotiques (Tilman, 1997, Kennedy *et al.* 2002) ;

— la fragmentation des habitats, qui accompagne généralement leur réduction, diminue la capacité des populations à s'adapter aux changements climatiques régionaux en entravant leurs déplacements vers d'autres sites au climat plus favorable.

Ces multiples interactions devront être prises en compte dans les politiques d'aménagement des territoires et de conservation à venir.

Les analyses du déclin actuel de la biodiversité montrent que l'extension de l'agriculture et le réchauffement climatique global sont les deux principales menaces actuelles sur les écosystèmes et la biodiversité terrestre, d'eau douce et littorale.

Les excès de l'agriculture ont pour effet de dégrader et de réduire considérablement les habitats (voir par exemple Sala *et al.*, 2000, ou Tilman *et al.*, 2001). Selon Tilman et ses collaborateurs, les principales causes actuelles de dégradation sont le déversement massif croissant d'engrais synthétiques (nitrates et phosphates) et de pesticides dans les terres cultivées, qui génèrent la pollution des sols, des nappes phréatiques et des cours d'eau ainsi

que, pour les engrais, l'eutrophisation des cours d'eau et du littoral. En outre, même sans pollution, la conversion de forêts et prairies en terres cultivées se solde généralement par une diminution de la capacité totale de charge des habitats, en nombre d'espèces comme d'individus (cf. notamment Gaston *et al.*, 2003).

La fragmentation des habitats, liée à leur réduction et à leur dégradation actuelle, est en elle-même une source d'érosion de la biodiversité parce qu'elle limite les mouvements des populations et leurs échanges génétiques. Victimes de leur stochasticité génétique et démographique, les petites populations isolées ne sont en effet pas viables. Quelle que soit la surface des parcelles en outre, les populations isolées d'espèces peu mobiles sont à la merci des changements rapides de leur environnement : incapables de migrer vers des sites plus favorables, elles devront s'adapter localement ou s'éteindre en réponse aux changements climatiques en cours.

[Variant avec les exigences spatiales et avec la mobilité des espèces, l'impact de la fragmentation des habitats peut être très différent d'un taxon à l'autre. Clairement, les exigences spatiales des populations varient avec les besoins énergétiques des individus qui les composent. Ainsi, les grandes espèces animales à sang chaud, mammifères et oiseaux, ont un domaine vital plus étendu que les espèces plus petites et/ou exothermes, qui dépend également de leur niveau dans la chaîne trophique (consommateurs primaires ou secondaires). Leurs populations ont donc de plus grandes exigences spatiales. Si la plupart des oiseaux, très mobiles, peuvent satisfaire ces exigences dans un habitat fragmenté, les mammifères sont généralement moins doués pour se disperser – c'est d'ailleurs la raison pour laquelle les petites îles de l'Atlantique et du Pacifique ne comportaient pas de grands mammifères prédateurs avant l'arrivée de l'Homme.]

Clairement, la destruction et la dégradation d'un habitat réduisent rapidement l'abondance des espèces qui lui sont inféodées, en nombre d'individus. Mais elles réduisent également le nombre d'espèces locales ou régionales. En effet, la dégradation et/ou la réduction de leur habitat transforment de nombreuses populations sources, abondantes et prospères, en populations puits et/ou en petites populations. Sans populations sources dans les environs (réservoirs de diversité), les populations puits tout comme les petites populations sont vouées à l'extinction. À terme donc, la disparition des habitats se traduit par une réduction du nombre d'espèces. L'impact global de la destruction des habitats sur la biodiversité a été considérablement réévalué par Rosenzweig en 2001 : une certaine fraction d'habitats « intacts » pourra tout au plus sécuriser la même fraction d'espèces inféodées à ces habitats ! La menace prend tout son sens lorsqu'on sait que le réseau actuel d'espaces « protégés » couvre 11,5 % des terres non gelées de la planète…

La rapidité du changement climatique actuel est telle qu'une fraction significative de la biodiversité actuelle ne pourra vraisemblablement pas s'y

adapter (C. Thomas *et al.,* 2004), fraction d'autant plus large que les habitats sont dégradés et morcelés. Le réchauffement actuel des eaux de surface, combiné à leur pollution, favorise en outre l'émergence de maladies infectieuses chez de nombreuses espèces marines et chez l'Homme Chap. III et V.

La surexploitation d'espèces cibles est un autre fléau. Avec les grands progrès technologiques du XXe siècle, mais aussi sa mauvaise gestion collective, la pêche épuise de nombreuses espèces marines et fragilise les écosystèmes marins sur l'ensemble du globe (cf. Pauly *et al.*, 1998 et Chap. III). Il est aujourd'hui important, d'une part d'utiliser des techniques de pêche à la fois sélectives et peu agressives pour les habitats, d'autre part de réglementer strictement les droits d'accès aux ressources collectives Encart {16}, Chap. VII, mais aussi de réduire le subventionnement de la pêche (cf. Pauly *et al.*, 2003).

Les flux élevés d'espèces entre provinces biogéographiques, qui accompagnent la mondialisation actuelle, constituent une autre menace non négligeable. Dénuées de prédateurs, de parasites ou de compétiteurs valides dans leur nouvel habitat, certaines espèces exotiques peuvent se révéler invasives et désorganiser les écosystèmes en place : on connaît les importants dégâts environnementaux causés par l'introduction de la crépidule (un gastéropode marin) en Europe, de la fourmi argentine en Amérique du Nord, de la jacinthe d'eau en Asie ou du lapin de garenne en Australie. En outre, la mise en contact d'espèces hôtes ou réservoirs de pathogènes apparentés autorise non seulement la transmission de pathogènes entre espèces-hôtes mais aussi les échanges de gènes entre pathogènes (bactéries et virus en particulier), propices à l'émergence de maladies infectieuses graves. Potentiellement déstabilisantes pour les écosystèmes, les nouvelles épidémies résultant de ces contacts entre espèces d'origine géographique – ou écologique – distincte peuvent causer de graves problèmes de santé publique lorsqu'elles impliquent l'Homme Chap. V. C'est pourquoi il est nécessaire de lutter contre les invasions biologiques, et notamment de détecter au plus tôt ces invasions au moyen d'observatoires de biodiversité et de santé publique. Soulignons ici cependant que les espèces étrangères ne sont pas par essence destructrices.

Rappelons en effet que les migrations sont, avec les mutations et la sélection naturelle, l'un des principaux artisans de l'évolution. Depuis les débuts de la vie, chaque espèce naît d'une population locale ou régionale, quelque part sur le globe, puis se déplace, s'étend ou colonise d'autres habitats, en compétition avec d'autres espèces, et donne éventuellement naissance elle-même à de nouvelles espèces avant de s'éteindre. La distribution géographique actuelle de toutes les espèces terrestres et marines résulte de milliards d'événements de migration et d'invasions passés. C'est ainsi que les mammifères, qui occupent aujourd'hui l'ensemble des terres et mers non gelées du globe, descendent tous d'une même espèce née il y a environ 220 millions d'années quelque part au sud du Gondwana (grand continent de l'hémisphère Sud).

Bref, si certaines espèces exotiques invasives peuvent causer de grands dégâts écologiques ou sanitaires, l'origine étrangère d'une espèce n'est pas en soi un critère de nocivité. [Des recherches récentes sur l'impact des invasions en masse montrent en outre que, si celles-ci réduisent temporairement la biodiversité mondiale, elles augmentent en revanche couramment la biodiversité locale et régionale (Rosenzweig, 2001b ; Sax *et al.*, 2002, 2004)]. C'est pourquoi, autant il est légitime de vouloir réduire les flux actuels élevés d'espèces exotiques, parce que certaines de ces espèces sont potentiellement destructrices, autant il serait absurde de vouloir cantonner toutes les espèces dans leur site d'origine : cela reviendrait à vouloir figer l'évolution de la vie sur Terre.

Les indicateurs de biodiversité

Denis Couvet, Frédéric Jiguet, Romain Julliard & Harold Levrel,
UMR 5173 MNHN-CNRS « Biologie de la Conservation », Paris.

{2} Un indicateur est un résumé d'une information complexe qui permet à différents acteurs de dialoguer. C'est donc avant tout un outil de communication doté d'une forme facilement interprétable pour les acteurs. Le rôle du scientifique est d'assurer la robustesse de l'indicateur, c'est-à-dire que les variations de celui-ci reflètent effectivement les variations de l'ensemble qu'il est censé représenter, et qu'il réduise mais ne déforme pas la complexité de la réalité. La construction d'un indicateur doit être transparente et réfutable, ce qui doit lui offrir, *in fine*, une certaine légitimité aux yeux des utilisateurs potentiels. La construction d'un indicateur suppose ainsi de faire un compromis entre trois tensions fondamentales : ses dimensions contextuelle et universelle, scientifique et politique, arbitraire et pragmatique. Ces tensions nécessitent des arbitrages qui vont représenter les bases scientifiques et politiques de l'indicateur. Ainsi, les bons indicateurs n'existent pas d'emblée, mais résultent d'un processus d'apprentissage grâce auquel les techniques, les connaissances et les représentations co-évoluent. Il doit permettre d'intégrer les contraintes de faisabilité – notamment en termes de coûts. Enfin, un indicateur se construit par rapport à un objectif, étroitement relié à la manière dont les acteurs concernés vont l'utiliser.

1.

Quelques généralités sur les indicateurs de biodiversité. La fonction générale d'un indicateur de biodiversité est d'évaluer l'état de santé de la biodiversité (sa viabilité, sa durabilité, sa résilience, sa productivité, etc.), afin de permettre aux utilisateurs de prendre des décisions et d'en évaluer les conséquences. Un indicateur de biodiversité se construit à partir de données qui

ne sont elles-mêmes qu'un échantillon de la biodiversité représentée. Il faut donc distinguer la question de la représentativité des données, qui dépend du plan d'échantillonnage mis en œuvre, de la question de la construction de l'indicateur proprement dit à partir de ces données.

Rareté des indicateurs de biodiversité. Lorsque l'on consulte le rapport de l'Ifen *État de l'environnement en France 2002*, on ne peut que constater la rareté des indicateurs de biodiversité. Cette rareté contraste avec la profusion des indicateurs environnementaux, notamment physico-chimiques (qualité de l'eau, de l'air…) ou d'occupation des sols, et souligne la nécessité de disposer d'indicateurs de biodiversité.

Bio-indicateurs, espèces indicatrices, indicateurs pluri-spécifiques. La notion d'indicateur de biodiversité est souvent réduite à celle d'espèce(s) indicatrice(s) (aussi appelée bio-indicateur). La présence de ces espèces est utilisée pour caractériser la « qualité » d'un milieu qui n'est pas forcément fonction de la biodiversité. Si on peut parler d'indicateur à leur propos, la notion d'espèce indicatrice ne couvre qu'une petite part des fonctions attendues d'un indicateur de biodiversité. En particulier, la complexité des dynamiques qui animent la biodiversité n'est pas ou est mal prise en compte par les données de présence-absence d'espèces indicatrices : l'inverse supposerait l'hypothèse difficilement défendable que la dynamique d'une espèce indicatrice reflète la dynamique de la biodiversité dans l'habitat considéré.

Identifier une dynamique particulière à un habitat nécessite d'une part la prise en compte d'une large gamme d'espèces inféodées à cet habitat de manière à dépasser le cas d'espèce et à restituer la complexité du système étudié, et d'autre part la comparaison avec des indicateurs dans d'autres habitats pour bien mettre en évidence le caractère particulier de la dynamique de l'indicateur dans l'habitat considéré.

Groupes fonctionnels. Dans un tel indicateur pluri-spécifique, il ne s'agira pas nécessairement d'additionner les données d'un maximum d'espèces mais de les sélectionner et de les regrouper en leur donnant un poids particulier en fonction des objectifs de l'indicateur. L'idée est qu'une espèce peut être remplacée par une autre du même groupe, sans que ce remplacement soit significatif en termes de dynamique de la biodiversité, le groupe gardant ses propriétés fonctionnelles (contrôle des herbivores par les carnivores par exemple). Le regroupement doit être pertinent à la lumière du fonctionnement des écosystèmes si l'on veut bénéficier de l'outil conceptuel apporté par la biologie des populations et l'écologie des communautés. Dans cette perspective, l'agrégation des espèces selon leur niveau trophique pourrait s'imposer.

Métrique utilisée : abondance versus diversité spécifique. Idéalement, l'indicateur devrait refléter la viabilité de la partie de la biodiversité considérée. En pratique, la viabilité d'un groupe fonctionnel, et *a fortiori* d'une communauté ou d'un écosystème, demande une connaissance trop exhaus-

tive du système. Ainsi, on se contente de caractéristiques plus directement mesurables de l'état du système. Deux paramètres apparaissent pour caractériser l'état d'un groupe fonctionnel : l'abondance, en nombre d'individus, et la diversité spécifique. Il n'est pas toujours évident de décider lequel est le plus pertinent. Ainsi, le service rendu par les pollinisateurs dépendrait préférentiellement, selon les conditions, de l'une de ces deux mesures.

Trois arguments plaident en faveur d'un suivi de la biodiversité basé sur une estimation des variations d'abondance :

1/outil conceptuel solide, la biologie des populations permet d'interpréter les variations d'abondance des espèces en intégrant les différents mécanismes régissant leur devenir ;

2/ces variations sont plus rapides et plus continues que les variations de diversité spécifique ;

3/on peut en dériver les variations de diversité spécifique, mais l'inverse n'est pas vrai.

À partir de ces variations d'abondance, on peut tirer un indice d'état de l'écosystème en calculant un indice global pondéré selon le niveau trophique (Pauly *et al.* 1998). On peut aussi aller plus loin en distinguant les individus (selon leur âge, taille)…, ou en estimant des paramètres démographiques (survie, succès de la reproduction) ou génétiques (consanguinité), ce qui permet d'affiner le diagnostic sur le devenir de ces populations. Ainsi, on constate juste avant l'effondrement des stocks de morue à Terre-Neuve, que les individus sont de plus en plus petits et précoces sexuellement, et cette évolution accélérée aurait pu être un indicateur de l'état de santé de ces stocks (Olsen *et al.* 2004).

Le rôle des réseaux naturalistes. Pour développer ces suivis pluri-spécifiques, les réseaux naturalistes, ornithologues, herpétologistes, entomologistes, botanistes, sont des partenaires essentiels, car la biodiversité est dispersée dans l'espace. Dès lors les réseaux naturalistes offrent l'opportunité de réduire considérablement le temps et les coûts liés à la collecte d'informations du fait de leurs connaissances spécifiques sur la biodiversité. Pour cela, il est nécessaire de développer des protocoles simples aux ambitions clairement affichées, de centraliser les informations recueillies, et de produire des synthèses à destination du plus grand nombre. Un tel observatoire peut s'organiser spontanément autour d'une coordination nationale et d'un réseau de coordinateurs locaux, dès lors que les avantages d'y participer sont effectifs : mise en perspective des observations locales par rapport aux observations à plus larges échelles spatiales, mise à disposition de la base de données nationale ainsi constituée pour produire des indicateurs nationaux, diffusion des résultats…

Un tel observatoire mis en place, ce sont alors les réseaux d'espaces particuliers intéressés par le devenir de la biodiversité (espaces naturels protégés, espaces dédiés à la production dans le contexte de mesures agro-environnementales ou de développement durable, espaces verts récréatifs) qui instau-

reront des suivis comparables, participant de fait à l'observatoire national sur le même principe d'échange de services.

Indicateurs et suivis d'abondance pluri-spécifique : mode d'emploi. Le suivi de l'abondance d'un nombre suffisant d'espèces dans un grand nombre d'habitats ressemble à un couteau suisse, dont les lames sont notamment les indicateurs. Si le protocole est rigoureux, notamment lorsque le plan d'échantillonnage est bien fait, les résultats permettent de dériver toute une série d'indicateurs, que l'on peut classer selon trois objectifs :

1/décrire la dynamique de la biodiversité (érosion, état stable…), selon différents habitats (agricoles, forestiers, Natura 2000…), différents groupes d'espèces (selon leur statut conservatoire, niveau trophique, aire d'origine…), mais aussi selon différents services écologiques (en regroupant les espèces fournissant chacun de ces services – stockage du carbone, fertilité des sols, pollinisation, contrôle des perturbations…) ;

2/quantifier les pressions pesant sur la biodiversité et l'efficacité des réponses apportées (modèle Per, cf. Ocde 1994). En comparant la dynamique des groupes fonctionnels selon les habitats, on peut tenter d'estimer l'impact de différentes pressions (homogénéisation des paysages agricoles, urbanisation, effet de différentes pratiques agraires ou modes de gestion des forêts, réchauffement climatique…), et identifier les réponses les plus pertinentes (Natura 2000, mesures agri-environnementales, différents niveaux de protection des espaces…) ;

3/mesurer la proximité de différents objectifs (arrêter l'érosion de la biodiversité en 2010, maintenir les espèces de l'annexe 1 de la directive « oiseaux »…).

2.

Deux types d'indicateurs de la biodiversité. Indicateurs liés aux espèces menacées. Les données documentant de tels indicateurs existent à profusion (liste rouge de l'Uicn, suivis Natura 2000 et espaces protégés, plans de gestion d'espèces menacées…), et il serait dommage de ne pas les utiliser ! Ces indicateurs sont incontournables pour juger de l'atteinte des objectifs définis par rapport aux espèces menacées.

Indicateurs liés aux espèces communes. Si l'on veut aller plus loin dans la compréhension des mécanismes, les indicateurs associés aux espèces communes semblent importants à développer. Ces espèces présentent certains atouts méthodologiques :

— Elles ont une large distribution, ce qui permet d'échantillonner une grande diversité d'habitats, et de séparer les effets des habitats et des mesures de protection, en échantillonnant à la fois espaces protégés et non protégés.

— Les variations de leurs effectifs, par définition élevés, sont plus facilement interprétables que celles des espèces rares, sujettes à des variations aléatoires.

Surtout, le devenir de ces espèces est important en soi, car elles sont indispensables au bon fonctionnement de tout écosystème, donc à la fourniture de nombreux services écologiques.

Intégration des indicateurs espèces communes et espèces menacées : porter un diagnostic sur les politiques de conservation de la nature. Le devenir des espèces communes fournit un état de référence, permettant de juger, par comparaison, de l'efficacité des politiques de conservation de la nature, notamment de la gestion d'espaces protégés (ou d'espèces menacées) – à travers une comparaison intra et extra espaces protégés (ou avec des espèces communes d'écologie comparable). Ceci sera très utile par exemple lors de l'évaluation de la qualité du réseau Natura 2000, en identifiant les sites où la gestion pourrait être améliorée, et les espèces pour lesquelles le dispositif n'est pas adéquat.

Cette comparaison permet surtout de préciser les objectifs en cas de discordance : s'agit-il par exemple de maintenir des métapopulations viables d'espèces menacées, même dans un contexte de déclin d'espèces communes qui les entourent ? La réponse semble évidente. La présence d'espèces ponctuelles peut être trompeuse : en cas de dégradation de l'écosystème, une amélioration temporaire de l'état de telle espèce peut résulter du déclin de ses compétiteurs ou de ses prédateurs. En revanche, le déclin d'un groupe d'espèces communes reflète nécessairement une gestion non durable de la biodiversité.

La prise en compte du devenir des espèces en interaction, dont certaines sont communes, semble donc nécessaire si l'on veut porter un diagnostic raisonné.

3.

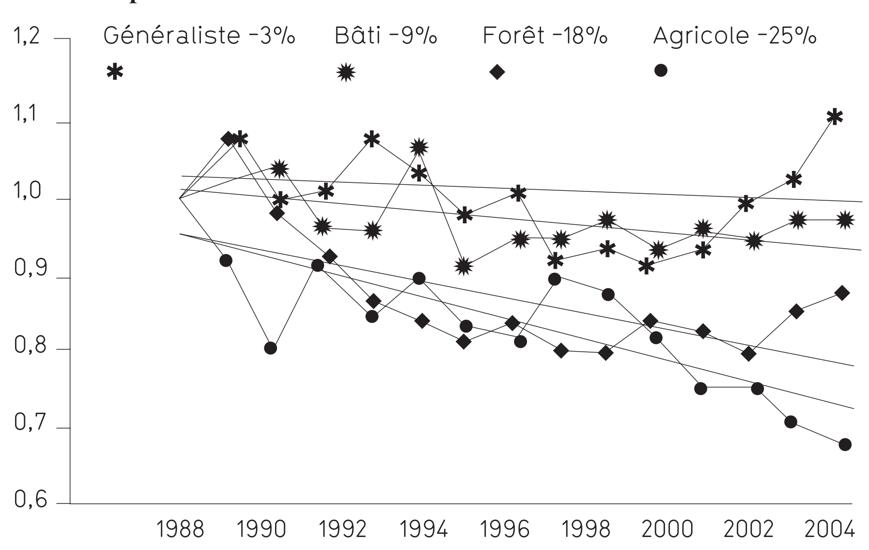
Exemple : indicateurs basés sur les oiseaux communs. Le suivi des populations d'oiseaux communs à l'échelle de la France permet de déterminer pour une centaine d'espèces nicheuses en France la tendance au déclin, à la stabilité ou à la croissance sur le long terme des populations. Jusqu'à maintenant, ces données ont permis de construire deux types d'indicateurs :

— un indicateur générique, qui fait simplement la moyenne de l'ensemble des données disponibles. Compte tenu du nombre et de la diversité des espèces d'oiseaux concernés, cet indicateur est censé représenter l'ensemble de la biodiversité des habitats fréquentés par les oiseaux. Ainsi, de 1989 à 2003, l'indicateur oiseaux communs a diminué de 10 % ;

— des indicateurs par habitat. L'indicateur est censé mesurer dans ce cas l'évolution de la biodiversité soumise à des pressions spécifiques à l'habitat concerné. La pertinence de tels indicateurs dépend étroitement de la manière dont sont sélectionnées les espèces qui les forment. Nous faisons l'hypothèse que les espèces qui sont le plus sous la dépendance de pressions spécifiques à un habitat sont celles qui sont le plus caractéristiques de cet habitat. Ce

niveau de spécialisation peut se mesurer objectivement par l'abondance des différentes espèces dans les différents habitats. Nous avons retenu comme espèce spécialiste à un habitat donné, toute espèce dont l'abondance est au moins deux fois supérieure à son abondance moyenne dans les autres habitats. Comme point de comparaison, nous proposons de définir les espèces généralistes comme celles dont l'abondance varie peu d'un habitat à l'autre. Cette procédure est mise en pratique pour trois habitats très généraux que sont les milieux agricoles, les milieux forestiers, et les milieux bâtis.

Les premiers résultats des indicateurs « oiseaux »



On constate un fort déclin dans les espaces agricoles. Le réchauffement climatique aurait un rôle majeur quant à la différence entre espèces, de même que la fragmentation des espaces, ainsi que le révèle le déclin préoccupant des espèces septentrionales et des espèces spécialistes (Julliard *et al.*, 2004).

Perspectives d'analyse et d'expertise. Grâce aux nombreux points d'observation, il sera possible d'analyser les variations selon différents milieux, en étudiant les différences selon les régions, selon les types d'agriculture, – prairies versus plaines céréalières –, le type de gestion forestière, ou encore selon le type d'espaces protégés (parcs nationaux, PNR, RN…).

Dans un deuxième temps, il s'agira de déterminer les causes de ces variations, notamment en les comparant entre centres et marges des aires de distribution, et en différenciant espèces généralistes et espèces spécialistes.

Ces travaux devraient déboucher sur des scénarios, servant d'aide à la décision, en couplant les résultats liés à ces indicateurs à des modèles de modification d'occupation des sols. Ceci permettra par exemple d'exami-

ner les variations de l'impact de différentes mesures agri-environnementales selon leur distribution dans l'espace.

4.

Perspectives : indicateurs et biologie de la conservation évolutive. Parce que les modifications anthropogéniques s'accélèrent et se propagent sur l'ensemble de la biosphère, toute gestion de la biodiversité doit analyser la dynamique de la biodiversité à des échelles spatiales de plus en plus larges, où processus écologiques et évolutifs sont imbriqués, affectant aussi bien les espèces communes dans les espaces anthropisés que et/ou les espèces menacées dans les espaces protégés.

Il est alors nécessaire d'avoir une approche intégrative de gestion des espèces tenant compte des relations inter-spécifiques et des processus évolutifs. Il s'agit d'identifier des stratégies de gestion assurant la pérennité du processus adaptatif des systèmes naturels dans un contexte de modifications environnementales accélérées, ce qui pourrait être l'objet d'une « Biologie de la conservation évolutive ».

L'information apportée par les indicateurs de biodiversité, considérant à la fois les espèces communes dans les espaces anthropisés et/ou les espèces menacées dans les espaces protégés, pourrait permettre à la fois :

— la description de ces dynamiques aux différentes échelles, de la population à la méta-communauté,

— l'analyse des mécanismes intervenant à ces différentes échelles.

Par conséquent, au-delà d'une évaluation de l'état de santé de la biodiversité, les indicateurs liés aux variations d'abondance des espèces communes pourraient permettre d'avancer dans l'analyse des mécanismes de déclin et de réponse des espèces. En cela, ces indicateurs pourraient constituer un outil privilégié pour identifier ces stratégies de gestion de la biodiversité à moyen terme.

Balmford A., Green R. E. & Jenkins M., 2003,
« Measuring the changing state of nature », *Trends in Ecology and Evolution,* n° 18, p. 326-330.

Daily G. (ed.), 1997,
Nature Services. Social Dependence on Natural Ecosystems, Island Press, Washington D.C., 393 p.,
ISBN 1-55963-475-8.

Daily G. C., Ceballos G., Pacheco J., Suzan G. & Sanchez-Azofeifa A., 2003,
« Countryside biogeography of neotropical mammals : conservation opportunities in agricultural landscapes
of Costa Rica », *Conservation Biology*, n° 17, p. 1814-1 826.

Donald P. F., Green R. E. & Heath M. F., 2001,
« Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations », *Royal Society for the Protection of Birds, London*, n° 268, p. 25-29.

Ferriere R., Diekmann U., & Couvet D., 2004,
Evolutionary Conservation Biology, Cambridge University Press, 445 p.

Gaston K. J., Blackburn T. M. & Klein Goldewijk K., 2003,
« Habitat conversion and global avian biodiversity loss », *Royal Society for the Protection of Birds, London*, n° 270, p. 1293-1 300.

Harrison P. & Pearce F., 2000,
AAAS Atlas of Population and Environment, University of California Press, Berkeley, 206 p.,
ISBN 0-520-23084.

Houlahan J. E., Findlay C. S., Schmidt B. R., Meyer A. H. & Kuzmin S. L., 2000,
« Quantitative evidence for global amphibian population declines », *Nature,* n° 404, p. 752-755.

Jenkins M., Jakubowska J., Gaillard V. & Groombridge B., 2002,
« Living Planet Index », *Living Planet Report* (J. Loh ed.), Wwwf International.

Jenkins M., Green R. E. & Madden J., 2003,
« The challenge of measuring global change in wild nature : are things getting better or worse ? »,
Conservation Biology, n° 17, p. 20-23.

Julliard R., Jiguet F. & Couvet D., 2004,
« Common birds facing global changes : what makes a species at risk ? », *Global Change Biology*, n° 10,
p. 148-154.

Luterbacher J., Diestrich D., Xoplaki E., Grosjean M. & Wanner H., 2004,
« European seasonal and annual temperature variability, trends and extremes since 1500 »,
Science n° 303, p. 1499-1 503.

Kennedy T. A., Naeem S., Howe K.M. *et al.,* 2002,
« Biodiversity as a barrier to ecological invasion », *Nature,* n° 417, p. 636-638.

MacArthur R. H. & Wilson E. O., 1967,
The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Maynard Smith J., 1989, *Evolutionary Genetics.* Oxford University Press, Oxford – New York – Tokyo, 325 p.,
ISBN 0-19-854215-1.

Ocde, 1994,
Indicateurs d'environnement : Corps central de l'Ocde, Ocde, Paris.

Olsen E. M., Heino M., Lilly G. R., Morgan M. J. *et al.*, 2004,
« Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod »,
Nature, n° 428, p. 932-936.

Pauly D., Christensen V., Dalsgaard J., Froese R. & Torres F., 1998,
« Fishing down marine food webs », *Science*, nº 279, p. 860-862.
Pauly D., Christensen V., Guenette G. *et al.*, 2003,
« Towards sustainability in world fisheries », *Nature, nº* 418, p.689-694.
Roberts R. G., Flannery T. F., Ayliffe L. K. *et al.*, 2001,
« New ages for the last Australian megafauna : continent-wide extinction about 46.000 years ago », *Science*, nº 292, p. 1888-1 892.
Rosenzweig M. L., 2001a,
« Loss of speciation rate will impoverish future diversity », *Proceedings of National Academy of Sciences of the Usa*, nº 98, 2001, p. 5404-5410.
Rosenzweig M. L., 2001b,
« The four questions : What does the introduction of exotic species do to diversity ? », *Evolutionary Ecology Research*, nº 3, p. 361-367.
Rosenzweig M. L., 2003,
Win-Win Ecology. Oxford University Press, Oxford – New York, 211 p., ISBN 0-19-515604-8.
Sala O. E., Chapin Ill F. S, Armesto J.- J., Berlow E. *et al.*, 2000,
« Global diversity scenarios for the year 2100 », *Science* nº 287, p. 1770-1 774.
Sax D. F., Gaines S. D. & Brown J. H., 2002,
« Species invasions exceed extinctions on islands worldwide : a comparative study of plants and birds », *American Naturalist,* nº 160, p. 766-783.
Sax D. F. & Gaines S. D., 2004,
« Species diversity : from global decreases to local increases », *Trends in Ecology and Evolution*.
Sepkoski J.-J. Jr, 1986,
« Phanerozoic Overview of mass extinctions », in **Raup D. M. & Jablonsky D.** (eds.), *Patterns and processes in the history of life*, p. 276-295.
Smith F. D. M., May R. M., Pellew R., Johnson T. H. & Walter K. R., 1993a.,
« Estimating extinction rates », *Nature*, nº 494, p. 494-496.
Smith F. D. M., May R. M., Pellew R, Johnson T. H. & Walter K. R., 1993 b,
« How much do we know about the current extinction rate ? », *Trends in Ecology and Evolution*, nº 10, p. 375-378.
Steadman D. W., 1995,
« Prehistoric extinctions of Pacific island birds : biodiversity meets zooarchology », *Science* nº 267, p. 1123-1 131.
Stuart A., 2004,
« L'extinction des grands mammifères », *Pour La Science Dossiers,* nº 43, p. 64-69.
Teyssèdre A., 2003,
Pourquoi les oiseaux ont-ils des ailes ?, Éd. Le Pommier, coll. « Les pommes du savoir », Paris, 64 p.
Tilman D., 1997,
« Community invasability, recruitment limitation, and grassland biodiversity », *Ecology*, nº 78, p. 81-92.
Tilman D., May R. M., Lehman C. L. & Nowak M. A., 1994,
« Habitat destruction and the extinction debt », *Nature*, nº 371, p. 65-66.
Tilman D., Fargione J., Wolff B., D'antonio C. *et al.*, 2001,
« Forecasting agriculturally driven global environmental change », *Science*, nº 292, p. 281-284.
Thomas C. D., Cameron A., Green R. E., Bakkenes M. *et al.*, 2004,
« Extinction risk from climate change », *Nature*, nº 427, p. 145-148.

Thomas J. A., Telfer M. G., Roy D. B., Preston C. D., *et al.*, 2004,
« Comparative losses of british butterflies, birds and plants and the global extinction crisis »,
Science, n° 303, p. 1879-1 881.
Wilson E. O., 1988,
Biodiversity, National Academic Press, Washington D.C., 521 p.